Die Schalenbildung der Eicocons bei Turbellarien

Inaugural-Dissertation

verfasst und der

hohen philosophischen Fakultät Sektion II

der

Kgl. Bayr. Ludwig-Maximilians-Universität München

zur

Erlangung der Doktorwürde

vorgelegt am 21. Juni 1912

von

Willy Toedtmann

aus **Hamburg**

Stuttgart 1913

E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung

Nägele & Dr. Sproesser

Die Schalenbildung der Eicocons bei Turbellarien

Inaugural-Dissertation

verfasst und der

hohen philosophischen Fakultät Sektion II

der

Kgl. Bayr. Ludwig-Maximilians-Universität München

zur

Erlangung der Doktorwürde

ACAD.
LUGD.BAT.
BIBL.

vorgelegt am 21. Juni 1912

von

Willy Toedtmann

aus **Hamburg**

Stuttgart 1913

E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung

Nägele & Dr. Sproesser

Referent: Geh. Hofrat Prof. Dr. R. von Hertwig.

Sonderabdruck
aus dem „Archiv f. Hydrobiologie und Planktonkunde“, Bd. VIII.

Die Schalenbildung der Eicocons bei Turbellarien.

Von WILLY TOEDTMANN (Hamburg).

(Mit 11 Textfiguren.)

Inhaltsangabe

Seite

1. Einleitung 529
2. Material und Methoden 531
3. Allgemeine Beschreibung der Kokonbildung 533
   a) Allgemeine Biologie.
   b) Ort der Kokonbildung und Vorgänge im allgemeinen.
4. Die Herkunft der Schalensubstanz 537
   a) Literatur 537
   b) Allgemeine Gesichtspunkte 538
   c) Spezielle Beschreibung der Schalenbildung 543
5. Zusammenfassung und Vergleich mit den Trematoden 551

Einleitung.

Die Ansichten über die Bildung der Eischale und über die Funktionen der Schalendrüse und der Dotterzellen bei Würmern haben in den letzten vierzig Jahren manche Änderungen erfahren.

Für die Eibildung bei Trematoden waren lange die Ergebnisse der bekannten Untersuchungen LEUCKARTS maßgebend, der in dem Sekret der Schalendrüse das Schalenmaterial erblickte. HENNEGUY war der erste, der der Schalendrüse die schalenbildende Eigenschaft absprach und in den indifferenten gelben „Dotterkörnern" das wirkliche Schalenmaterial erkannte. Seine Befunde wurden durch GOLDSCHMIDT bestätigt und erweitert.

Bei Trematoden stoßen die Dotterzellen die gelben Schalentropfen, die in ihrem Innern kleine Flüssigkeitsvakuolen enthalten sollen, im Anfangsteil des Uterus aus. GOLDSCHMIDT gewann den Eindruck, daß die Schalensubstanztröpfchen unter gleichzeitiger Emulsionierung zu einer zähflüssigen Masse zusammenfließen, die um das Ei gegossen wird. Diese Schaummasse soll sich oft in zwei Schichten sondern. Die der Eioberfläche anliegende dickere, homogene Schicht soll vor der äußeren Schicht erstarren, die zahlreiche Flüssigkeisvakuolen enthält. GOLDSCHMIDT beschreibt

auch Fälle, in denen das Stadium der Schaumbildung übersprungen wird. Um das Ei legt sich eine dünne Schalenschicht, auf der sich dann neue Schalentropfen anlagern, ohne zusammenzufließen. Diese Tropfen scheinen dann durch eine Kittsubstanz miteinander verbunden zu werden; so daß eine junge Schale eine typische Wabenstruktur zeigt.

Eine ähnliche Umwandlung haben die Ansichten über die Schalenbildung bei Turbellarien erfahren. Schon A. Schneider behauptet in seinen „Untersuchungen über Plathelminten", daß die Ei- oder Kokonschale bei dem rhabdocölen *Mesostomum Ehrenbergi* eine Bildung der das Ei umgebenden Dotterzellen sei, — eine Ansicht, welche durch Graff und andere bestritten wurde und deren Angaben bis heute die herrschenden blieben.

Die Resultate Goldschmidts ließen es wünschenswert erscheinen, zu untersuchen, ob auch bei andern Plattwürmern die Schalendrüse mit Unrecht ihren Namen führt, und die Verhältnisse ähnlich wie bei Trematoden liegen. Inzwischen ist ein solcher Versuch, nachdem meine Untersuchungen bereits abgeschlossen waren, von Hofsten unternommen worden.

Hofsten machte seine Beobachtungen lediglich an rhabdocölen Turbellarien und kommt — mit Ausnahme von *Mesostomum Ehrenbergi* — zu ähnlichen Resultaten wie ich bei dendrocölen Der Vorgang bei *Mesostomum Ehrenbergi* soll genau so verlaufen, wie es Goldschmidt von *Fasciola hepatica* beschreibt. Nach Hofsten enthalten die Dotterzellen bei den rhabdocölen mit der eben angeführten Einschränkung Tropfen und Tröpfchen einer stark färbbaren Substanz, die nach ihrer Ausstoßung aus der Zelle das Ei gleichmäßig umgeben und sich zur eigentlichen braunen Schale umbilden. Eine besondere Anordnung der „Schalensubstanzen" in den Dotterzellen scheint bei den Rhabdocölen nach der Schilderung von Hofsten nicht vorzuliegen. Den Abbildungen und der Beschreibung nach liegen die Tropfen regellos in den Dotterzellen. Die mit „Schalensubstanzen" beladenen Dotterzellen der rhabdocölen Turbellarien gleichen denen der Trematoden mit dem Unterschied, daß die Umbildung der „Schalensubstanzen" zur indifferenten Schale bei Trematoden bereits in den Dotterzellen stattfindet, während dieses Stadium bei Turbellarien erst nach der Ausstoßung aus den Dotterzellen erreicht wird.

Wie sich diese immerhin beträchtlichen „Schalentropfen" in

den Dotterzellen bilden und über die feineren Vorgänge bei der Umbildung der färbbaren „Schalensubstanzen“ in die chitinöse Masse, die man eigentlich erst als richtige Schale ansprechen könnte, kann Hofsten ebenso wie Goldschmidt wenig Bestimmtes aussagen. Ich werde auf die Arbeit von Hofsten nochmals zurückkommen, nachdem ich meine eigenen Resultate geschildert habe.

Als Untersuchungsobjekt benutzte ich die Planarien, die in mancher Hinsicht ein günstiges Material bieten. Ihre den zusammengesetzten Eiern der Trematoden vergleichbaren Eikokons enthalten eine außerordentlich große Zahl von Dotterelementen; der Kokon ist ferner beträchtlich groß, so daß seine Ausbildung ziemlich langsam erfolgt und daher Schritt für Schritt verfolgt werden kann.

Material und Methoden.

Anfänglich benutzte ich zu meinen Untersuchungen die einfacher organisierten Rhabdocölen und zwar *Vortex Semperi*, die sich bei Fütterung mit *Daphnia pulex* ganz leidlich entwickelten. Die ungeheure Kleinheit der Zellelemente dieser Gattung und ihre Empfindlichkeit gegen äußere Einflüsse bestimmten mich, die häufigeren und lebensfähigeren Dendrocölen zu wählen. Das Material, hauptsächlich *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria polychroa*, entnahm ich stark fließenden Bächen bei München und auch dem Eppendorfer Moore bei Hamburg.[1])

Die zur Untersuchung bestimmten Tiere wurden in möglichst günstigen Kulturbedingungen gehalten. Gut gedeihen sie in kleinen Gläsern zu ungefähr 8 bis 12 Exemplaren. Das Wasser wechselte ich täglich zweimal; zum erstenmale am Morgen und das andere Mal zwei Stunden nach der Fütterung. Die Strudelwürmer aus der Umgebung von München vertragen ohne schädliche Folgen das harte Münchener Leitungswasser; für die Tiere aus dem weichen Wasser mußte das hiesige Wasser mindestens 24 Stunden abstehen. Zur Fütterung verwandte ich kleingeschnittenes Fleisch von Teichmuscheln, zerpflückte Mückenlarven und Wasserasseln. Von den drei Ernährungsweisen erzielte ich nur mit der letzteren bei *Dendrocoelum* dauernden Erfolg; während bei einer braunen *Planaria* mit großen Kopflappen (ähnlich der von Kennel beschriebenen *Planaria aurita*) sogleich Krankheitserscheinungen eintraten und kein einziger Kokon in meinen Aquarien zur Ablage kam, obgleich ich in der Natur zur gleichen Zeit viele in Kokonbildung fand. Sie bekamen alle auf der Rückenseite an der Stelle,

[1]) Einige Beobachtung verdient der Unterschied in dem zahlenmäßigen Vorkommen von *Dendrocoelum lacteum* an diesen beiden Fundorten. Im Eppendorfer Moore fand ich mit Leichtigkeit an einem Morgen ungefähr 600 bis 800 Exemplare, während ich bei München in der gleichen Zeit bei günstiger Witterung höchstens 25 bis 35 Turbellarien erbeuten konnte.

Ob der ungeheure Unterschied im zahlenmäßigen Vorkommen nur auf ungünstige Lebensbedingungen, die das kalkhaltige Wasser bei München bedingt, zurückzuführen ist, überlasse ich Berufeneren zur Entscheidung.

wo der Pharynx in den Darm übergeht, einen weißlichen Auswuchs, der nach einigen Tagen wieder verschwand und dann nur noch eine Narbe erkennen ließ. Bald zerriß das Tier an dieser Stelle und degenerierte allmählich, so daß nur noch der Kopf übrig blieb. Die Ursache dieser Krankheit ist mir leider entgangen. Bei Fütterung mit Muschelfleisch und Mückenlarven trat manchmal nach 18 bis 24 Stunden ein großes Sterben bei *Dendrocoelum* ein, während *Planaria polychroa* und *Polycelis nigra* eine größere Zähigkeit oder Immunität gegen die in Frage kommenden schädlichen Einflüsse zeigten; die Tiere veränderten ihre rosa Farbe in eine grau-weiße, erkrankten unter Lähmungserscheinungen und zerfielen, vom Hinterende anfangend, vollständig. Wurden die Überreste nicht bald und gründlich aus den Behältern entfernt, so infizierten sich alle übrigen.

Bei der Untersuchung fand ich, daß die Tiere ganz mit Cysten erfüllt waren. Ich behalte mir vor, diese Parasiten zum Gegenstand einer späteren Untersuchung zu machen.

Gegen chemische Veränderungen des Kulturwassers scheinen die Turbellarien (besonders *Dendrocoelum lacteum*, *Polycelis* und *Planaria* sind resistenter) sehr empfindlich zu sein. Bei zu schneller Überführung vom weichen in das harte Wasser sterben sie, indem sie sich in Schleim auflösen und zerfließen. Waren die Tiere erst an das kalkhaltige Wasser gewöhnt, so hielten sie sich jedoch sehr gut.

Der Tod erfolgt bei den Tieren nach Beendigung der Geschlechtsperiode ganz allmählich. Sie werden kleiner und träger und reagieren nur noch schwach auf angebotene Nahrung und auf äußere Reize und fangen an, sich aufzulösen.

Die Untersuchungen geschahen hauptsächlich mit Hilfe der Schnittmethode, die allein eine genaue Feststellung der Entwicklungsvorgänge ermöglichte.

Von Konservierungsflüssigkeiten benutzte ich für die Rhabdocölen das Gemisch von Petrunkewitsch in der Modifikation wie es Lee-Mayer (III. Auflage 1907, pag. 47) angibt [300 ccm dest. Wasser; 200 ccm absol. Alkohol; 90 ccm Eisessig; 10 ccm Salpetersäure und Sublimat bis zur Sättigung] und für die Dendrocölen eine 50—55° heiße, konzentrierte wässerige Lösung von Sublimat mit einem Zusatz von 10 % Eisessig und ein Sublimat-Osmiumsäuregemisch [300 ccm conc. Sublimatlösung in dest. Wasser; 2,25 g Kochsalz; 0,25 g Osmiumsäure und dazu einige Körner Sublimat bis zur vollständigen Sättigung] mit völlig befriedigendem Erfolge.

Diese drei Fixierungen wirkten äußerst schnell, so daß die Tiere sich durchaus nicht kontrahierten. Bei Kokons und Tieren mit Kokonanlage war es nötig, um das Durchdringen zu beschleunigen, sie mit einer dünnen Nadel anzustechen.

Flemmingsche Lösung, Carnoy, Pikrinessigsäure und Formalin eigneten sich für meine Zwecke nicht.

Zum Schneiden der harten Schale und des brüchigen Dotters genügte nicht das Einbetten in Paraffin von 60°. Ich war gezwungen, das Paraffin von 60° einige Male zu schmelzen und zu filtrieren, oder noch besser eignete sich mehrfach gebrauchtes Paraffin, das durch Filtration gereinigt wurde.

Um das Herausspringen des Kokoninhaltes zu verhindern, war es nötig, die Schnittfläche nach jedem Schnitt mit Collodium zu überziehen.

Als Färbung verwandte ich Delafield'sches Hämatoxylin, Heidenhain'sches Eisenhämatoxylin mit Bordeauxvorfärbung und eine wässerige Auflösung von Wasserblau mit Eosinnachfärbung, wie sie Maziarski im Archiv für Zellforschung Bd. IV angibt. Die beiden letztgenannten Färbemethoden haben vor der ersteren den Vorzug der Doppelfärbung. Bei der Wasserblau-Eosin-

färbung färbte ich die 5 μ dicken Schnitte 2 Min. in einer $^1/_8$ % Auflösung von Wasserblau (Dr. G. Grübler u. Co., Leipzig) in dest. Wasser, differenzierte in destilliertem Wasser oder schneller in salzsaurem Alkohol. Für die Nachfärbung verwandte ich die im Institut gebräuchliche alkoholische Auflösung von Eosin. Die Differenzierung geschah mit 96%igem oder absolutem Alkohol.

Zum Nachweis von Glykogen in abgelegten Kokons fixierte ich mit Schaudinscher Flüssigkeit (1 Teil Sublimat conc. und 2 Teile absol. Alkohol) und mit 70%igem Alkohol; und bettete die Objekte ebenfalls in Paraffin ein. Die Schnitte behandelte ich nach der Methode, wie sie Best in der Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie Bd. XXIII angibt.

Allgemeine Beschreibung der Kokonbildung.

Zunächst sei mir gestattet, einige Bemerkungen über die allgemeine Biologie der Turbellarien zu machen. Die Angaben Jijimas und Stoppenbrinks über die Laichzeit von *Dendrocoelum lacteum* konnte ich an meinen Kulturen bestätigen. Die Ende Oktober gefangenen Tiere legten trotz guter Fütterung erst Mitte Dezember die ersten Kokons; dann erreichte die Zahl der erzielten Kokons in der Zeit von Anfang bis Ende Mai den Höhepunkt, nahm dann allmählich wieder ab und hörte bis Ende Juni vollkommen auf. Unterblieb die Fütterung in der Laichzeit auch nur an einem Tage, so setzte die Kokonablage auch sogleich aus und begann erst langsam wieder nach vier bis fünf Tagen. Am Ende der Laichzeit fing die Farbe der abgelegten Kokons an von hellbraun bis weiß zu schwanken. Die hellbraunen Kokons nahmen erst nach mehreren Stunden die dunkelbraune bis schwarze Färbung an. Des öfteren wurden aber auch ganz weiße Kokons abgelegt, die anfänglich die chitinöse Schale entbehrten und als Umhüllung nur ein dünnes Häutchen hatten. Während einige erst nach mehreren Tagen langsam die chitinartige, braune Schale bildeten, schieden die andern keine Schale aus und zerfielen sehr schnell. Wir werden auf die Bedeutung dieser Tatsache zurückkommen.

Die Beobachtung Stoppenbrinks (pag. 505), daß jedes Tier im Durchschnitt nur drei Kokons in ziemlich kurzen Zeiträumen in einer Reifeperiode ablegt und daß die Dotterzellen gegen Ende der Kokonablage degenerieren, konnte ich nicht bestätigt finden. Möglich ist jedoch, daß die Anzahl der Keimzellen an engere Grenzen gebunden ist; während die Dotterproduktion durch reichliche Nahrung gesteigert werden kann. Bei langer Fütterung im

Aquarium nahm bald die Zahl der im Kokon enthaltenen Embryonen ab — Jijima (pag. 442) behauptet, daß unter normalen Verhältnissen in jedem Kokon von *Dendrocoelum lacteum* 24 bis

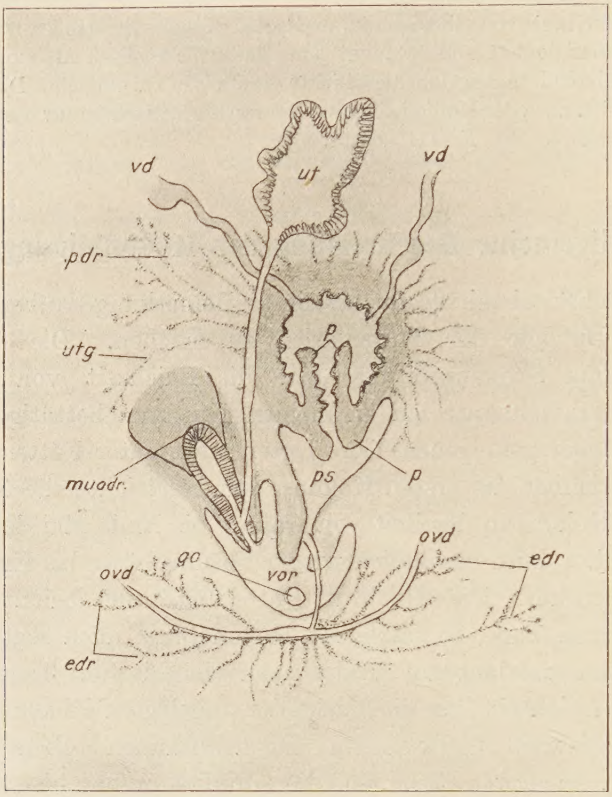

Fig. 1. Geschlechtsapparat von *Dendrocoelum lacteum*.
(Halbschematisch von der Rückenseite; Vergr. 40 nach Jijima.)

an Geschlechtsantrum;
dr Drüsen;
edr Eiweißdrüsen;
go Geschlechtsöffnung;
ovd Ovidukt;
p Penis;
pdr Penisdrüsen;
ps Penisscheide;
ut Uterus;
utg Uterusgang;
vd Vasa deferentia.

42 Embryonen vorkommen —; ich brachte durchschnittlich drei bis vier — in wenigen Fällen mehr — zur Entwicklung.

Ehe ich über den Ort der Kokonbildung spreche, möchte ich einen kurzen Überblick über die in Frage kommenden Teile des Geschlechtsapparates geben. Ich werde mich an die Untersuchungen von Jijima halten, die grundlegend für die Turbellarien-

forschung geworden sind, und bis auf wenige Punkte, wie die Funktion des „muskulösen Drüsenorgans“, das Vorhandensein einer Schalendrüse und die Bildung der Schale, von andern Forschern bestätigt wurden.

Äußerlich zu erkennen ist nur die zwischen Mundöffnung und Hinterende in der Medianebene liegende Geschlechtsöffnung *(go)*, ein Porus von unbedeutender Größe. Sie führt in das Genitalantrum *(an)*, das durch das freie Ende des Penis *(p)*, durch die Falten des Antrums und bei *Dendrocoelum lacteum* durch das „muskulöse Drüsenorgan“ ausgefüllt ist. Das männliche Begattungsorgan besitzt eine zylindrische oder konische Gestalt. Der abgerundete basale Teil ist in Mesenchym eingebettet und das spitze, nach hinten gerichtete Ende liegt frei in der Penisscheide. In Gestalt und Bau des Penis zeigen *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria polychroa* charakteristische Unterschiede, die jedoch für uns ohne Belang sind. Während der Penis von *Planaria polychroa* mehr langgestreckt ist, erscheint der von *Dendrocoelum lacteum* hohlkugelartig. Die *Vasa deferentia* treten wie gewöhnlich in den Penis ein. Bei beiden Formen stellt der Uterus eine Blase von unregelmäßiger Gestalt dar, die zwischen Penis und Pharyngealtasche gelagert ist. Das hintere Ende des Uterus setzt sich in einen langen Kanal fort, welcher nach hinten über den Penis und

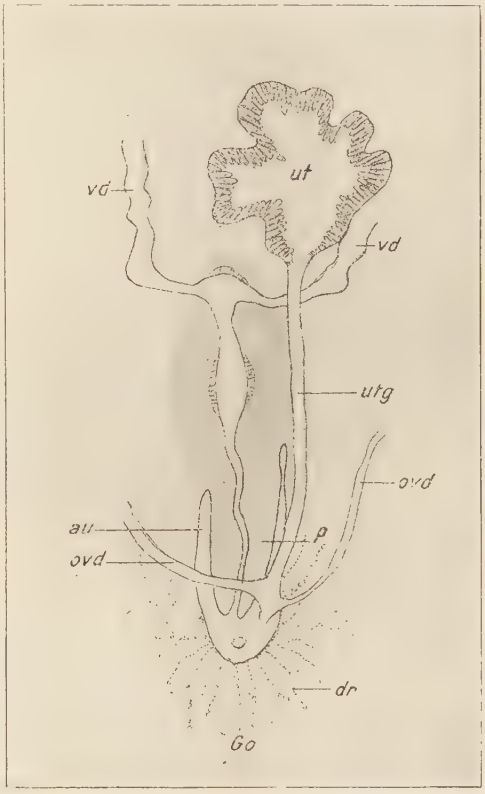

Fig. 2.
Geschlechtsapparat von *Planaria polychroa*.
(Halbschematisch von der Rückenseite;
Vergr. 40 nach Jijima).
Buchstabenerklärungen siehe Figur 1.

dessen Scheide hinläuft. Bei *Planaria polychroa* bildet er, bevor er sich in den hintersten Teil des Genitalantrums öffnet, eine Erweiterung, in welcher die beiden Ovidukte zusammentreffen.

Bei *Dendrocoelum lacteum* dagegen kommen die Ovidukte nicht in Verbindung mit dem Uterusgang; sondern der Uterus mündet an der linken Seite des Vorraums über dem birnförmigen „muskulösen Organ".

Viel ist gestritten worden über den Ort, wo der Dotterkomplex sich mit der chitinösen Schale umgibt oder umgeben wird. Bis jetzt ist man zu keinem allgemein anerkannten Resultat gekommen.

Dem tatsächlichen Befunde am nächsten kommt Bergendahl, der einen Unterschied zwischen *Dendrocoelum* einerseits und *Polycelis* andrerseits macht. Nach ihm soll bei *Dendrocoelum* die Kokonbildung in der Penisscheide stattfinden und bei den pigmentierten Formen im Uterus. Bestritten wurde diese Ansicht von Mattiesen (pag. 279), der bei seinen Untersuchungen von *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria torva* stets nur Kokons im Endabschnitt der Penisscheide fand und gegen Bergendahl argumentierte, daß unmöglich die Kokonbildung bei *Planaria* und *Polycelis* im Uterus vor sich gehen kann, da der Kanal, die Vagina oder der Uterusgang, der den Uterus mit der Penisscheide verbindet, zu eng sei, um den Durchtritt eines Kokons zu gestatten.

Auf Grund meiner Präparate bin ich imstande, die Widersprüche zwischen beiden Auffassungen zu klären.

Bei der aufgeworfenen Frage muß man deutlich unterscheiden zwischen der Ausstoßung von Schalensubstanzen und ihrer Umbildung zur braunen chitinösen Masse, wie ich es auch später ausführen werde. Bei den beiden Planarienformen wird die feste Umhüllung erst im Endabschnitt der Penisscheibe gebildet.

In der Vorbereitung weichen sie jedoch voneinander wesentlich ab, sowohl in der Art und Weise der Sekretion, wie auch in den Organen, in denen der Dotter seine Schalensubstanzen abgibt.

Der ganze Prozeß, die Abscheidung und die Kokonbildung, erfolgt bei *Dendrocoelum lacteum*, wie ich es schon betonte, in der Penisscheide. Wenn bei gesteigerter Dotterzellproduktion rasch zwei Kokons hintereinander gebildet werden müssen, so können die einleitenden Vorgänge sich schon im Uterus abspielen; und die Gesamtheit von Keim- und Dotterzellen und Schalensubstanzen dringen, sobald der ältere Kokon abgelegt ist, durch die Vagina

in die Penisscheide vor und vollendet hier die Schalenbildung. Mußte der zweite Dotterkomplex zu lange im Uterus bleiben, da die beiden Kokonanlagen annähernd gleich alt waren, so verlief hier die Schalenbildung bis zu Ende. Die Vagina war, wie Mattiesen richtig erwägt, zu enge und das Tier zerriß und war für die weitere Kultur unbrauchbar.

Den Trematoden näher zu stehen als *Dendrocoelum lacteum* scheinen die pigmentierten Arten sowohl nach der Art der Abscheidung wie auch nach den Organen, in denen sich der Prozeß abspielt. Bei *Planaria* und *Polycelis* beginnt die Ausstoßung der Schalensubstanzen im Uterus und die Dotterzellen wandern dann mit den Schalensubstanzen zusammen in die Penisscheide, wo dann wie bei *Dendrocoelum lacteum* die Schale allmählich gebildet wird.

Die Herkunft des Schalenmaterials.

Literatur.

In der Literatur finden wir drei Anschauungen vertreten, die den Ursprung der Schalensubstanzen 1. im Dotter, 2. in der Schalendrüse und 3. in der Uterus- oder Penisscheidenwand suchen.

Da keiner der Autoren die Bildung eines Kokons verfolgte, so suchen sie ihre Behauptungen durch indirekte Beweisführung zu stützen. Lang (84), Stoppenbrink (05) und Böhmig (06) vermuten, da die drüsigen Organe in der Umgebung des Drüsenganges und besonders die seitlichen Partien desselben eine erhöhte Funktion in der Reifeperiode aufweisen, daß diese an der Kokonbildung direkt beteiligt sind.

Dieser Deutungsweise steht die Auffassung gegenüber, die durch Graff, Jijima und Loman vertreten wird und der Uterus- und Penisscheidenwand die schalensezernierende Funktion zuschreibt.

Zwischen beiden Ansichten nimmt vermittelnde Stellung Mattiesen (04) ein, indem er behauptet, daß die Schale aus zwei Sekreten verschiedener Herkunft gebildet wird. Er glaubt annehmen zu dürfen, daß der Uterus stets als reine Schalendrüse funktioniert, indem er sein Sekret durch die Vagina zu den im Geschlechtsatrium angesammelten Dotter- und Eizellen gelangen läßt. Die Grundsubstanz des Schalenmaterials scheint ihm identisch

mit der die „Schalendrüse“ erfüllenden Masse zu sein. Die größeren Tropfen jedoch, mutmaßt er, sollen von der den Kokon umschließenden Wand des Geschlechtsatrium und der Penisscheide ausgeschieden sein. Er zieht nicht in Erwägung, daß die Tropfen vielleicht eine Umbildung der Granula sind.

Nach der kürzlich erschienenen Arbeit von Hofsten spielen die mütterlichen Organe bei der Abscheidung der Schalensubstanzen keine Rolle. Die Schale ist lediglich ein Abscheidungsprodukt der Dotterzellen. Die Schalensubstanzen liegen in den Dotterzellen in Form größerer Tropfen, die zwar noch plastisch und für Farbstoffe empfänglich sind. Der genannte Verfasser beschreibt den Vorgang bei *Castrada hofmanni* ungefähr folgendermaßen: In den Dotterzellen liegen große Vakuolen, die Substanzen enthalten sollen, die nach ihrer Ausstoßung sich zur Schale umbilden. Diese Vakuolen entsenden dünne Ausläufer und entleeren so ihren Inhalt, der zwischen den Dotterzellen und der Uteruswandung zu einer dünnen Membran zusammenfließt.

Allgemeine Gesichtspunkte.

Gegen die Bildung der Schale aus Sekreten des Uterus- und Penisscheidenwände sprechen die von Mattiesen gemachten Beobachtungen, denen er zwar eine andere Auslegung gibt. Er bildet einen Schnitt ab, der ungefähr meinen Abbildungen in Fig. 9 und Fig. 10 entsprechen würde und beschreibt ihn folgendermaßen: „Auch hier sehen wir die feinkörnige Grundsubstanz erfüllt von Tropfen, die aus einer anderen Substanz bestehen und eine jetzt deutliche regelmäßige Anordnung aufweisen, indem ihre Größe nach der Außenseite der Schale zu bedeutend zunimmt. Ihr Inhalt, der sich durch intensivere Färbung von der Grundsubstanz unterscheidet, war auch hier an manchen Stellen aufgelöst. Die Grundsubstanz der Schale scheint mir identisch mit der die Schalendrüse erfüllenden Masse zu sein, in der ich aber nicht den Tropfen entsprechende Gebilde gefunden habe.“ Zwischen Mattiesens abgebildeten Präparaten und ihrer Interpretation besteht ein unüberbrückbarer Widerspruch und auch seine dazugehörigen Abbildungen muß ich anders deuten. Der obenerwähnte Schnitt zeigt deutlich drei Schichten. Auf der Innenseite der Schale ist das Schalenmaterial noch fein granuliert. Dann folgt eine Schicht, die sowohl Granula als auch kleine Tropfen enthält. Die äußerste

Schicht unterscheidet sich von der letztbeschriebenen dadurch, daß sie nur große Tropfen aufweist. Würde die Schalensubstanz von außen an den Dotterhaufen herantreten, so müßte naturgemäß, da die älteren Substanzen zuerst mit dem Dotter in Berührung kommen, an der Kontaktfläche zwischen beiden die Umbildung der Sekrete in Schalensubstanzen stattfinden. Das Dickenwachstum müßte dann auf der Außenseite der Schale erfolgen. Die erwähnte Abbildung von Mattiesen und meine Präparate beweisen aber gerade das Gegenteil.

Das Epithel, das den Uterus und die Penisscheide auskleidet, ist ungeeignet zur Abscheidung von solchen Massen, wie sie zur Umhüllung eines Kokons nötig sind. Es ist flach und läßt alle Anzeichen vermissen, die auf eine reichliche sekretorische Tätigkeit schließen lassen.

Diesen indirekten Beweisen, daß die Schalensubstanzen nicht von außen an den Dotterhaufen herantreten können, möchte ich die Folgerungen anschließen, die aus den pathologischen Erscheinungen sich ergeben, welche ich bereits einmal erwähnte. Wird eine Anzahl Dotter- und Eizellen abgelegt, die nur von einer zarten, durchsichtigen Membran umgeben ist, so dürfte nach den bestehenden Ansichten über Schalenbildung bei Turbellarien die Umhüllung nicht an Stärke zunehmen. Diesem steht jedoch die Möglichkeit gegenüber, daß ein oben beschriebener Zellhaufen, — wenn auch im Verlaufe von mehreren Tagen — noch nach Ablage außerhalb des mütterlichen Körpers eine braune Schale abscheidet. Diese Tatsache erkläre ich mir folgendermaßen: die Keimdrüse fing an sich zu erschöpfen, sei es auf natürlichem Wege oder infolge der unpassenden Ernährung und es entwickelten sich nur wenige und später vielleicht keine Eier mehr. Anders bei den Dotterzellen; hier ging offenbar die Entwicklung weiter, und ihre Bildung scheint die der Eier überdauert zu haben. Nahe liegt die Vermutung, daß der Anstoß zur Schalenbildung vom Ei ausgeht. Durch die ausgeschiedenen Enzyme werden die Dotterzellen zur Ausstoßung der Schalensubstanzen gebracht und zwar scheint die Zeit, in der sich die Schale bildet, umgekehrt proportional der Anzahl der Eier zu sein. Nur so konnte es kommen, daß eine Anzahl Dotterzellen stets ohne Schale blieb und zerfiel, wenn die Schalenbildung nicht durch die Anwesenheit eines Eies ausgelöst wurde. Aus dieser Tatsache folgt, daß der Entstehungsherd für die Umhüllung also im

Innern des Kokons gesucht werden muß, und hier können nur die Eier und die Dotterzellen in den Kreis der Betrachtung gezogen werden. An dieser Stelle möchte ich Mißbildungen erwähnen, von denen ich ein Beispiel in Fig. 3 gebe.

Des öfteren fand ich, daß sich in einem Kokon mit ziemlich fertiger Schale ein kleinerer bildete, der von der Penisscheidenwand

Fig. 3.[1]) Schnitt durch eine Kokonanlage von *Dendrocoelum lacteum*. In einem größeren Kokon (b) wird noch ein kleinerer (c) angelegt. a = Wand der Penisscheide. Conc. Sublimat mit 10 % Eisessig; Wasserblau-Eosin. Apochromat 4 mm Zeiss. Comp. Ocul. 4.

durch die Schale des größeren und mehrere Zelllagen von Dotter getrennt war. Es ist unmöglich, dieses Naturexperiment durch die bestehenden Ansichten über Schalenbildung zu erklären. Zu einer Zeit, in welcher der Kokon schon fertig gestellt ist, werden noch Schalensubstanzen gebildet. Diese lagern sich dann zum Teil von innen der alten Schale an (Fig. 4) und zum Teil vollenden sie ihre Umbildung bis zur braunen Schale mitten im Dottersyncytium (Fig. 5).

Alle diese Tatsachen beweisen auf das schönste, daß bei Tur-

[1]) Die Figuren sind mit dem großen Zeichenapparat nach Abbé — Papier auf dem Zeichentisch — entworfen.

bellarien das Material zur Schalenbildung nicht durch drüsige Organe des mütterlichen Körpers abgesondert wird. Es bliebe noch zu untersuchen, ob die Eier- oder die Dotterzellen Schalensubstanzen ausstoßen. Über diese Frage entscheidet ohne weiteres

Fig. 4. Schnitt durch einen Kokon von *Dendrocoelum lacteum* nach begonnener Embryonalentwicklung. Die sekundär ausgeschiedenen Schalensubstanzen (s_2) liegen zum Teil im Dottersyncytium und zum Teil lagern sie sich der fertigen Schale (s_1) an, die eine radiäre Struktur aufweist.
Conc. Subl. mit 10 % Eisessig. Wasserblau-Eosin. Imm. 2 mm Zeiss. Comp. Ocul. 4.
Die fertige chitinöse Schale ist, wie in allen folgenden Figuren schwarz gezeichnet.

schon das Verhältnis der Anzahl der Dotterzellen zur Anzahl der Eizellen, die durch eine gemeinsame Schale umschlossen werden. Mattiesen (pag. 284) berechnete die Zahl der Dotterzellen in einem Kokon von 2 mm Durchmesser auf etwa 80—90 000. Dieser ungeheuren Anzahl von Dotterzellen stehen nach Jijima und Hallez 20—40 Eizellen gegenüber. Unmöglich kann diese relativ

kleine Anzahl von Eizellen so ungeheure Massen abscheiden, wie für eine Kokonschale nötig sind. Schon der bloße Vergleich der Zahlen bestimmt uns anzunehmen, daß die Dotterzellen es sind, die das Schalenmaterial liefern.

Zum Schluß dieses Abschnittes sei noch auf einen Befund hin-

Fig. 5. Schnitt durch einen abgelegten Kokon von *Dendrocoelum lacteum* mit kurzer Embryonalentwicklung. Die Dotterzellen haben sich vollständig aufgelöst; nur noch schwach lassen sich einige Zellgrenzen erkennen; während die Kerne intakt sind. Einige Schalensubstanzen (s) haben ihre Umbildung bis zur braunen Schale inmitten des Dotters zu Ende geführt.
Conc. Subl. mit 10 % Eisessig. Wasserblau-Eosin. Imm. 2 mm Zeiss. Comp. Ocul. 4.

gewiesen, der ebenfalls dazu beiträgt, die Behauptung zu stützen, daß das Schalenmaterial durch die Dotterzellen geliefert wird. Einige Dotterzellen hatten ihre Schalensubstanzen nicht abgegeben. Diese hatten sich innerhalb der Dotterzellen zu braunen Schalentropfen umgebildet, ein Fall, der ein genaues Analogon zu einem von Goldschmidt (pag. 486) erhobenen Befund liefert.

Die Kerne zeigen während des Schalenbildungsprozesses kaum

eine Veränderung. Durch die erwähnten Naturexperimente wird von vornherein der Einfluß einer Schalendrüse und der Uterus- und Penisscheidenwände ausgeschlossen; denn sonst könnte unmöglich ein als „weißer Kokon" abgelegtes Konglomerat von Dotterzellen und Eiern später noch eine Schale ausscheiden.

Die Ausbildung des Schalenmaterials in den Dotterzellen.

Fig. 6. Schnitt durch die Penisscheibe mit Kokonanlage bei *Polycelis nigra*. Wenige Schalensubstanzen liegen zwischen den Dotterzellen. Einige Dotterzellen haben ein granuliertes Aussehen (a); andere zeigen die Wabenwerkstruktur (b). Penisscheide ps; conc. Subl. mit 10 % Eisessig. Wasserblau-Eosin. Imm. 2 mm Zeiss. Comp. Ocul. 4.

Über die Bildung und Entwicklung der Dotterzellen sind bisher nur sehr unbestimmte Mitteilungen gemacht. Jijima und Böhmig sind die einzigen, die auf dieses Thema eingegangen sind. Die jüngsten Dotterzellen ähneln Oogonien oder jungen Oocyten. Sie sind durch einen großen chromatinreichen Kern und einen zarten, homogenen, wenig färbbaren Zellleib ausgezeichnet. Dieser nimmt in der Folge an Größe bedeutend zu, und sein Tinktionsvermögen erhöht sich. Auf ihrem Reifestadium besitzen die Dotterzellen

ungefähr ellipsoide Gestalt. Ihr Plasma ist stärker granuliert als das der Eizelle und zeigt fast immer einen wabigen Charakter, zwischen dessen Maschen eine Anzahl größerer und kleinerer Vakuolen sich befinden, deren klarer, schwach lichtbrechender Charakter nur Spuren von Wasserblau annimmt. Stark tingieren sich ihre großen, kugelförmigen Kerne, die sich durch eine scharfbegrenzte Kernmembran und äußerst grobkörnigen Chromatingehalt auszeichnen, in dem ein bis zwei Nucleolen hervortreten.

Vergleicht man die Dotterzellen in einem fertigen Kokon (Fig. 4) mit den Dotterzellen von Ausstoßung von Schalensubstanzen (Fig. 6), so fällt die Verschiedenartigkeit der Dotterzellen auf. Die Dotterzellen haben vor der Abgabe von Schalensubstanzen (Fig. 6 a) ein dichtes engmaschiges Wabenwerk. Man könnte fast sagen, daß sie ein fein granuliertes Aussehen haben. Während des Durchgangs durch den Dotterstock kann man bei Tricladen nicht wie bei Trematoden Tropfen in den Dotterzellen finden, die schon den Schalencharakter aufweisen. Dem Wabenwerk sind kleine Körnchen aufgelagert, die sich bei der angewandten Färbung mit Wasserblau-Eosin tiefblau färben. Die Dotterzellen in einem fertigen Kokon (Fig. 4) sind großwabiger als wie vor der Bildung der Kokonschale. Bei der gleichen Färbung färbte sich das Plasma rot. In den erwähnten basophilen Körnchen, die dem Wabenwerk aufgelagert sind, vermute ich die Substanzen, die das eigentliche Schalenmaterial liefern. Sie sind es, wie ich später ausführen werde, die aus den Dotterzellen ausgestoßen werden, sich zwischen Dotterkomplex und Penisscheidenwand legen und dort sich zur eigentlichen Schale umbilden. Den erwähnten Farbenumschlag führe ich darauf zurück, daß die sich rot färbenden, acidophilen Bestandteile des Wabenwerks nicht mehr durch die intensiv blaue Färbung der Schalensubstanzen verdeckt werden.

Bei der Bildung der Schalensubstanzen bestehen zwischen Trematoden und Tricladen offenbar Unterschiede wie zwischen Drüsen, die geformte Substanzen, etwa Fermentkörner, geben, und solchen, die nach der Sekretion erhärtenden Schleim ausscheiden.

Die Ausstoßung aus den Dotterzellen.

Von den Schalentropfen gibt Goldschmidt nur an, daß sie bereits im Dotterstock gebildet werden und daß die fertigen Zellen

im Dotterstock bereits völlig mit Schalentropfen beladen sind, die sie dann teils schon im Dottergang, teils erst im Ootyp ausstoßen.

Etwas anders und übersichtlicher gestalten sich die Verhältnisse bei Turbellarien. Die Ausstoßung der Schalensubstanzen erfolgt bei *Dendrocoelum lacteum* normalerweise erst im Atrium.

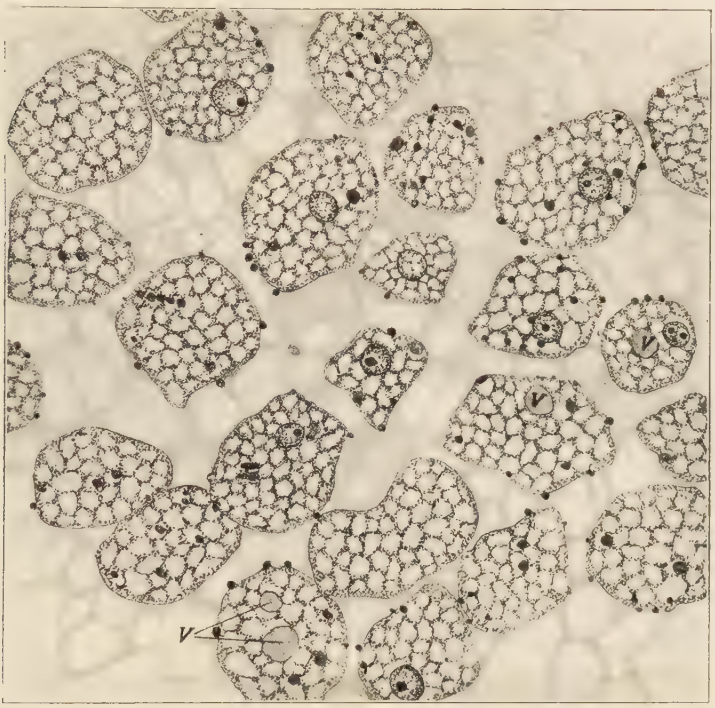

Fig. 7. Schnitt durch eine Kokonanlage von *Dendrocoelum lacteum*. Zwischen den Dotterzellen verteilt sich der Inhalt der Vakuolen, von denen sich noch einige in den Dotterzellen befinden. Die Dotterzellen scheiden tiefblau gefärbte, basophile Körner aus. Behandlung wie in Fig. 6.

Nur bei Tieren, die offenbar durch Überfütterung zu einer überaus regen Dotterproduktion gezwungen waren, ist die Anlage eines zweiten Kokons möglich, ehe der erste abgelegt wurde. Der zweite Kokon bildet sich dann in dem der Penisscheide vorausgehenden Uterus und wandert in das Geschlechtsatrium, wie ich es ausführte, wenn er nicht durch Erhärten daran verhindert wurde.

Ehe ich die eigentliche Ausstoßung der Schalensubstanzen aus den Dotterzellen beschreibe, möchte ich die Frage aufwerfen, welche Umstände die Abgabe der Schalensubstanzen auslösen. Die

Bildung eines kleineren Kokons in einem größeren und die Ausscheidung einer braunen Schale bei einem abgelegten „weißen Kokon“ schließen von vornherein jeden Einfluß des mütterlichen Körpers aus. Der Anstoß zur Ausscheidung muß also im Kokoninnern zu suchen sein. Da die Ausscheidung von Schalensubstanzen stets in unmittelbarer Nachbarschaft der Eier beginnt, scheint

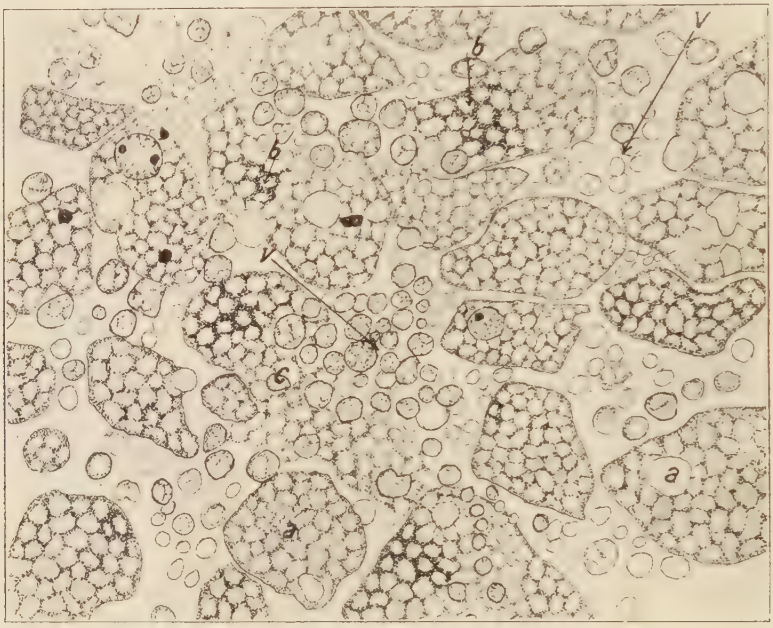

Fig. 8. Schnitt durch eine Kokonanlage von *Dendrocoelum lacteum*. In und zwischen den Dotterzellen liegen Vakuolen (v), von deren mattblauem Inhalte sich tiefblaue Granula (im Präparat) abheben. Die violette Färbung der Dotterzellen schlägt teilweise (a) in eine rosa, acidophile um, da die basophilen Teile (b) ausgestoßen sind. Bei c löst sich die Oberfläche der Dotterzelle auf und der Inhalt ergießt sich zwischen die Dotterzellen. Behandlung wie vorher.

es mir wahrscheinlich, in den Eiern oder in ihren Ausscheidungsprodukten die Ursache zu suchen, die die secernierende Tätigkeit der Dotterzellen auslöst; und hier können wohl nur die von den Eiern ausgeschiedenen Enzyme in Betracht kommen. Meine Behauptung stütze ich außerdem noch mit der bereits beschriebenen Tatsache, daß ein bloßer Dotterkomplex, der keine Eier enthält, keine Schale ausscheiden kann. Die Enzyme diffundieren durch das Kokoninnere hindurch. Die Diffusion wird unterstützt durch amöboide Bewegungen der Dotterzellen, die auch noch nach Zerstörung der Kokonschale andauert. Direkt konnte ich diese

amöboide Bewegungen der Dotterzellen im Geschlechtsantrum bei Vortex beobachten, wo die Dotterzellen in rotierender Bewegung waren. Auch Bresslau (04) konnte solche amöboide Gestaltsveränderungen des Dotters bei *Mesostomum Ehrenbergi* konstatieren.

Bald nach dem Eintritt der Ei- und Dotterzellen in das Atrium beginnt bei *Dendrocoelum lacteum* die secernierende Tätigkeit (Fig. 7 und Fig. 8). Die Dotterzellen scheiden zahlreiche Vakuolen von kaum färbbarem Inhalte und jene körnigen Substanzen ab, die dem Wabenwerke aufgelagert sind.

Lückenlos erkennbar ist, daß die basophilen Substanzen in die abgeschiedenen Vakuolen eintreten (Fig. 8) und im Vakuoleninhalte sich auflösen. Waren die Vakuolen bis dahin kaum färbbar, so steigert sich die Färbbarkeit im Maße der Auflösung.

Oft treten auch bei *Dendrocoelum* die Körnchen in die Vakuolen ein, solange beide sich noch in den Dotterzellen befinden. Die Auflösung der Körnchen beginnt sogleich und hat schon einen hohen Grad erreicht, wenn die Vakuolen von den Dotterzellen ausgeschieden werden. Mehrfach konnte ich beobachten, daß die Oberfläche der Dotterzellen sich an einer Stelle auflöst und der Inhalt sich zwischen die Dotterzellen ergießt (Fig. 8 c).

Die Sekretion kann so weit fortschreiten, daß nur der Kern mit einer dünnen Schicht darum liegenden Plasmas übrig bleibt, wie es auch Jijima schon im jungen Kokon beobachtet hat, der jedoch nur die Tatsache konstatierte, daß solche Gebilde vorkommen und dafür den Namen „Zwergzellen" prägte. Die Zwergzellen sind keine Erscheinungen, die von Anfang an rudimentär sind. Dotterzellen dieser Art habe ich nicht in den Dottergängen und nicht in Dotterkomplexen finden können, die noch keine Schale ausgeschieden hatten. Mit Leichtigkeit konnte ich alle Übergänge zwischen der normalen Dotterzelle und der Zwergzelle in in Bildung begriffenen und in jungen Kokons finden. Im Plasma dieser Zwergzellen befinden sich keine Schalensubstanzen mehr, wie ihr mikroskopisches Verhalten bezeugt; sie sind vollkommen eosinophil. Die Dotter- und Keimzellen drängen durch ihre amöboide Bewegung die Schalensubstanzen vom Zentrum zur Peripherie und so kommen die Schalenmassen von selber zwischen die Dottermasse und die Penisscheide zu liegen (Fig. 9), wo sie ihre weitere Umbildung durchmachen.

In der Abgabe der Schalensubstanzen besteht bei den weißen und schwarzen Süßwasserformen ein kleiner, jedoch nicht prinzipieller Unterschied. Der Auflösungsprozeß der Körnchen spielt sich bei den pigmentierten Turbellarienformen, *Planaria* und *Polycelis*, schon innerhalb der Dotterzelle ab und zeigt dadurch

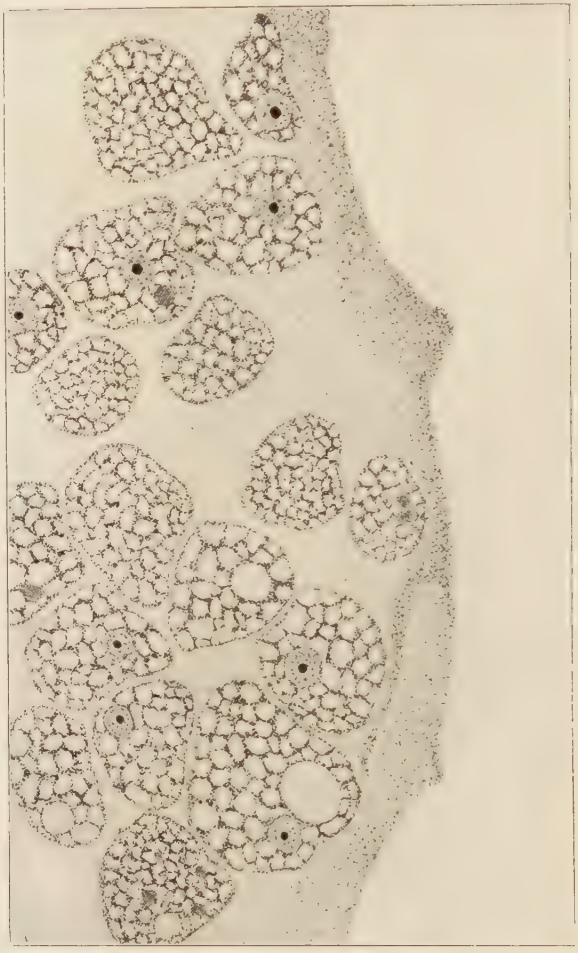

Fig. 9. Schnitt durch eine Kokonanlage von *Dendrocoelum lacteum*. Zwischen den Dotterzellen liegen Schalensubstanzen gleichmäßig verteilt. Nach außen fließen sie zu einer Schicht zusammen. Subl. conc. mit 10 % Eisessig. Wasserblau-Eosin. Immers. 2 mm. Comp. Ocul. 4 mm Zeiss.

eine größere Annäherung als das *Dendrocoelum lacteum* an die Vorgänge bei Trematoden, wie sie Goldschmidt beschreibt. Die Ausscheidung von kompakteren Massen unterbleibt, dafür jedoch lösen sich die Granula bereits in den Vakuolen auf, solange diese noch in den Dotterzellen sind. Die Granula sind in den Vakuolen als kleinste Teilchen suspendiert (Fig. 6 und Fig. 8). Die Vakuolen treten dann aus den Dotterzellen aus und bilden, wie oben beschrieben, eine homogene Masse zwischen den Dotterzellen.

Die Ausbildung der Schale.

Die homogene Schicht zwischen den Dotterzellen und der Penisscheide stellt die eigentliche Anlage dar. Sie wird dichter

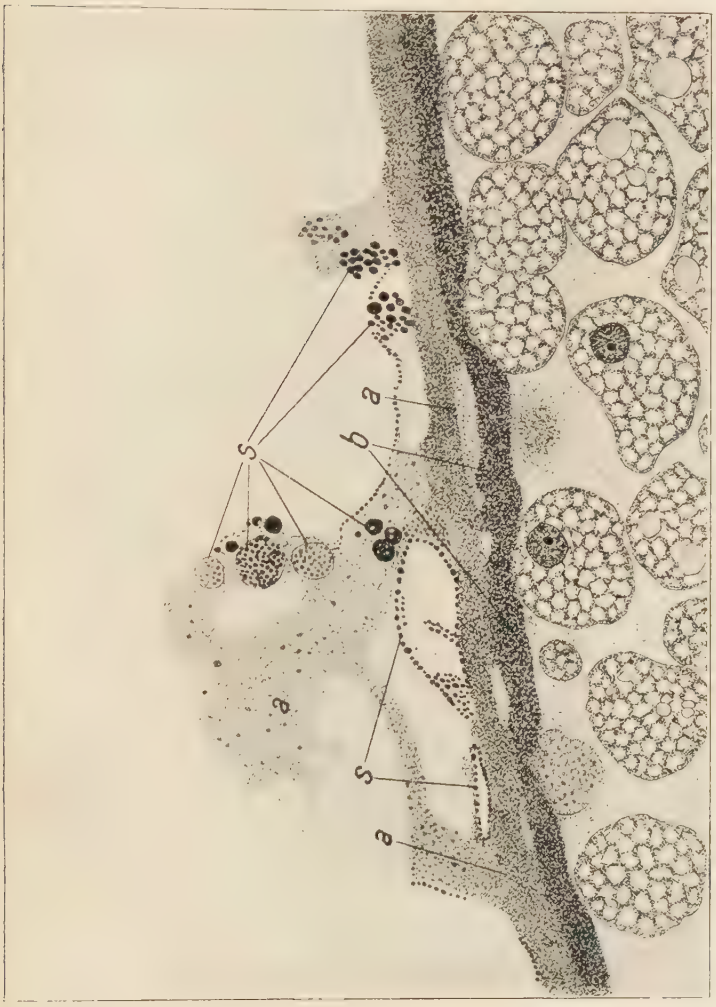

Fig. 10. Schnitt durch eine Kokonanlage von *Dendrocoelum lacteum*.
Das Präparat zeigte alle Übergänge von den mattblau gefärbten Schalensubstanzen zwischen den Dotterzellen bis zu den gegen Farbstoffe indifferenten braunen Schalentropfen (s). Die Schalenanlage (a + b) hat ungefähr zur Hälfte noch den basophilen (b) Charakter, der äußere Teil ist acidophil (a) geworden und läßt sämtliche Übergänge vom Violett bis zum Rosa erkennen. Erst die acidophil gewordenen Schalensubstanzen bilden sich in braune indifferente Schalentropfen (s) um, die zu größeren zusammenfließen.
Subl. conc. 10 % Eisessig. Wasserblau-Eosin. Imm. 2 mm. Comp. Ocul. 4.

(Fig. 9) und nimmt bei der Färbung mit Wasserblau-Eosin eine tiefblaue Färbung an. Die Schalenanlage macht bei der Weiterbildung eine chemische Veränderung durch, die sich an der Färbbarkeit erkennen läßt. Sie färbt sich durch Wasserblau nur noch ganz schwach und bei weiterer Umbildung reagiert sie acidophil.

Im Präparat, das der Fig. 10 zurgunde lag, sind sämtliche Übergänge vom Violett bis zum Rosa zu erkennen. Erst wenn die

Schalenpartikel den acidophilen Charakter angenommen haben, bilden sie sich in die indifferenten, braunen Schalentropfen um, die in der Zeichnung tief schwarz wiedergegeben sind.

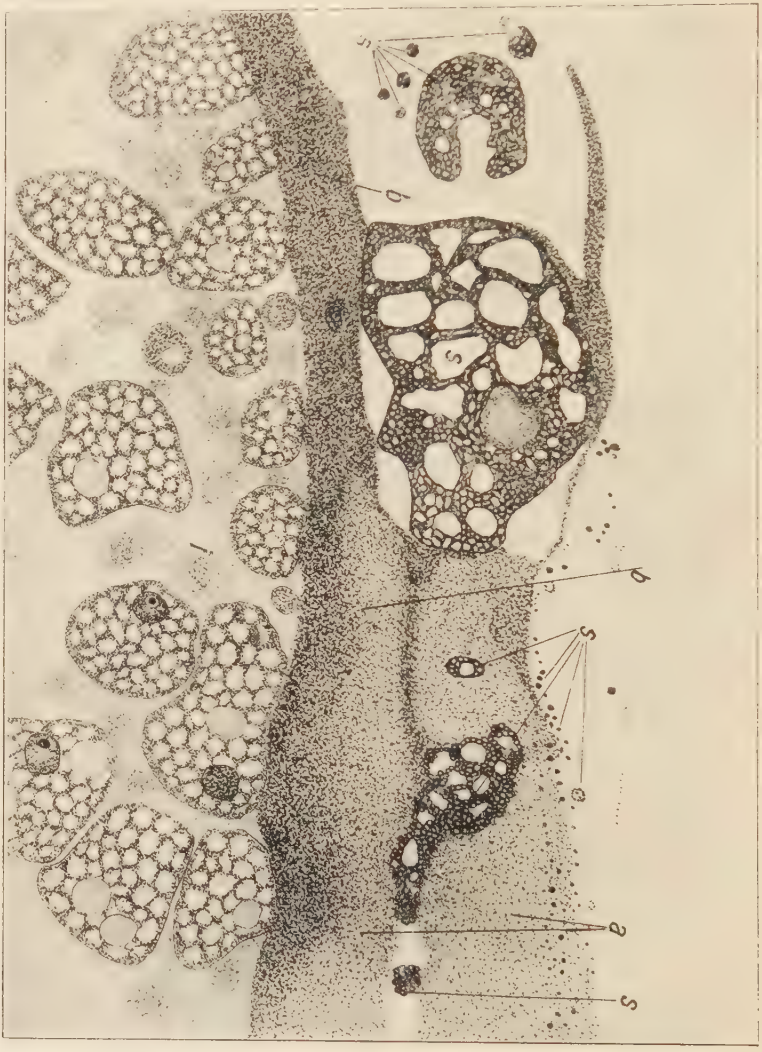

Fig. 11. Schnitt durch eine Kokonanlage von *Dendrocoelum lacteum*. Die größeren Schalentropfen enthalten reichlich Vakuolen. Benennung und Behandlung wie in Fig. 10.

Die Tropfen (Fig. 10 und Fig. 11) fließen zusammen und bilden dann erst eine mit Vakuolen reich versehene braune Schale. Die Umbildung dieser reich vakuolisierten Schale in die feste Form entzog sich meiner Beobachtung. Ich vermute, daß durch den Druck der Penisscheidenwand bei der Ablage die Vakuolen nach außen gedrängt werden, und die Schale auf die Weise ihre gleichmäßige Struktur erhält.

Während der Entwicklung der Embryonen macht die fertige Schale noch eine Art Umlagerung durch. Erst bei Kokons mit weiter fortgeschrittenen Embryonen ordnen sich die Partikel in radiärer Struktur an. Die Oberfläche sieht fein punktiert aus und diesem Aussehen entsprechen feine radiäre Kanäle (Fig. 4), die vielleicht dazu dienen, den Gasaustausch zu vermitteln.

Wie oben erwähnt lösen sich die Dotterzellen schon bei der Ausstoßung von Schalenmaterial auf. Mit fortschreitender Embryonalentwicklung geht dieser Zerfallprozeß weiter (Fig. 5).

Das Nährmaterial der Dotterzellen.

In sämtlichen aus dem obenerwähnten Sublimat-Osmiumsäurematerial hergestellten Präparaten sind die Dotterzellen während ihres Durchgangs durch den Dottergang mit großen Tropfen beladen, die Osmiumsäure stark reduzieren und sich dabei schwärzen. Es liegt die Vermutung nahe, daß es sich dabei um Fett handelt. Jijima und Böhmig sind, da sie nur mit Sublimat fixierten, diese Fetttropfen entgangen. Auffallend ist, daß ich im Dotter eines in Bildung begriffenen Kokons nie habe Fett finden können. Zu dem Verschwinden des Fettes während der Ausstoßung von Schalensubstanzen bildet das Auftreten von Glykogen in gewissem Sinne eine Parallele. Es gelang mir nicht, in den Dotterzellen der Dottergänge und in den Dotterzellen von frisch abgelegten Kokons Glykogen nachzuweisen. Wohl aber trat Glykogen in den Kokons nach begonnener Embryonalentwicklung in großen Schollen auf; und zwar schien die Bildung von Glykogen mit fortschreitender Entwicklung stark zuzunehmen. Nach dem Vorhergehenden sind also die Funktionen der Dotterzellen bei Turbellarien nicht nur Schalensubstanzen abzuscheiden, sondern den Embryonen auch Nährsubstanzen zu liefern.

Zusammenfassung.

Zum Schlusse meiner Untersuchungen über die Schalenbildung bei Turbellarien komme ich zu folgenden Ergebnissen:

1. Die Kokonbildung geschieht bei den Dendrocölen in der Penisscheide. Die Ausstoßung der Schalensubstanzen beginnt bei *Planaria* und *Polycelis* bereits im Uterus, dagegen bei *Dendrocoelum* erst am Ort der Kokonbildung.

2. Die Schalen sind Umbildungsprodukte von Dottersekreten, die zwischen den Dotterzellen eine homogene, basophile Masse bilden. Die Ausscheidung der Schalensubstanzen aus den Dotterzellen wird, wie ich vermute, durch Ausscheidungsprodukte der Eier eingeleitet.

3. Die homogene Masse wird acidophil und bildet dann braune Schalentropfen, die durch Zusammenfließen die Schale bilden.

4. Die Glykogenbildung im Dotter beweist, daß der Dotter bei Turbellarien auch zur Ernährung des Embryos dient.

Auch an dieser Stelle sei es mir erlaubt, all denen, die mich bei dieser Arbeit mit Rat und Tat unterstützten, zu danken. Vor allem schulde ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Geh. Hofrat Prof. Dr. R. von Hertwig, in dessen Laboratorium diese Arbeit zustande kam, für das mir gütigst entgegengebrachte Interesse verbindlichsten Dank. Besonders möchte ich auch Herrn Prof. Dr. Goldschmidt meinen ergebensten Dank sagen. Ihm danke ich nicht nur das Thema dieser Arbeit, sondern auch vielfachen Rat bei der Anfertigung und zahlreiche Literaturangaben. Herrn Dr. M. Jörgensen † danke ich bestens für seine vielfachen Bemühungen und Ratschläge.

München, Juni 1912.

Literaturverzeichnis.

Ed. von Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'oeuf. In Mém. couronn. Acad. royale de Belgique. Tome XXXIV. 1870.

P.-J. van Beneden, Recherches sur la faune littorale de Belgique. II. Turbellariés. In Mém. des memb. Ac. royale de Belgique. Tome XXXII. 1860.

D. Bergendahl, Einiges über den Uterus der Tricladen. Festschrift zum 70. Geburtstage R. Leuckarts. Leipzig 1892.

L. Böhmig, Tricladenstudien, Zeitschr. f. w. Zoologie, Bd. LXXXI, 1906.

E. Bresslau, Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen. Zool. Anz. Bd. XXII, 1888.

— , Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien. Zeitschr. f. w. Zoologie, Bd. LXXIV, 1904.

H. G. Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. IV. Vermes. Turbellaria. Leipzig 1905.

W. Curtis, The life history, the normal fission and the reproductive organs of Planaria maculata. Boston 1902.

R. Goldschmidt, Eischale, Schalendrüse und Dotterzellen der Trematoden. Zoolog. Anz. Bd. XXXIV. No. 16/17, 1909.

L. von Graff, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida, Leipzig 1882.

— , Monographie der Turbellarien. II. Tricladida terricola (Landplanarien). Leipzig 1899.

P. Hallez, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. Travaux de l'Institut zoologique de Lille et de la Station maritime de Wimereux. Fasc. II. Lille, 1879.

— , Embryogénie des Dendrocoeles d'eaux douce. Paris 1887.

L. F. Henneguy, Recherches sur le mode de formation de l'oeuf ectolécithe du distomum hépaticum. Arch. Anat. micro. Vol. 9.

N. von Hofsten, Studien über Turbellarien aus dem Berner Oberland. Zeitschrift f. w. Zoologie, Bd. LXXXV, Heft 3 und 4. Leipzig 1907.

— , Eischale und Dotterzellen bei Turbellarien und Trematoden. Zoolog. Anz. Bd. XXXIX, No. 3.

Isao Jijima, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen (Tricladen). Zeitschr. f. w. Zoologie, Bd. 40, 1884.

W. Keferstein, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien von St. Malo. Abhandl. der Kgl. Gesellschaft der Wissenschaften zu Göttingen. Bd. XIV. 1868.

J. Kennel, Die in Deutschland gefundenen Landplanarien. Arb. aus dem zoolog. Institut zu Würzburg. Bd. V. 1882.

— , Über einige dendrocöle Turbellarien. Sitzungsber. Dorpater Naturf. Ges. Bd. VIII. 1887.

J. Kennel, Untersuchungen an neuen Turbellarien. Zoolog. Jahrb. Abt. f. Anat. und Ontogenie. Bd. III. Jena 1888 89.

A. Lang, Fauna und Flora des Golfes von Neapel. XI. Monographie. Leipzig 1884.

J. C. C. Loman, Über den Bau von Bipalium Stimpson. Bydragen tot de Dierkunde, Amsterdam 1887.

E. Mattiesen, Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocölen. Zeitschr. f. w. Zoologie, Bd. LXXVII. 1904.

Ch. Minot, Studien an Turbellarien. Beiträge zur Kenntnis der Plathelminthen. Arb. aus dem zoolog.-zootom. Institut der Universität Würzburg. Bd. III. 1877.

— , On the classification of some worms. Proceedings of the Boston Soc. of Nat. History. Vol. XIX. 1876.

O. Schmidt, Die dendrocölen Strudelwürmer in der Umgebung von Graz. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. X, 1860.

A. Schneider, Untersuchungen über Plathelminthen. Gießen, 1873.

K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena, 1902.

E. Selenka, Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien. Leipzig, 1881.

von Siebold, Über die Dotterkugeln von Planarien. Monatsberichte der Berliner Akademie, 1841.

F. Stoppenbrink, Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen. Zeitschr. f. w. Zoologie, Bd. LXXIX.

Joh. Ude, Beiträge zur Anatomie und Histologie der Süßwassertricladen. Zeitschr. f. w. Zoologie, Bd. LXXXIX, 1908.

Walter Voigt, Einwanderungen der Planarien. Verhandl. der Nat. Ver. preuß. Rheinlande. 1896. Westf. 53. Jahrgang, 1. Heft.

— , Planaria als Eindringling. Zoolog. Jahrb. Abt. f. System. Geographie und Biologie. 1894. Bd. VIII.

A. Weiss, Turbellaria, Rhabdocoelida und Tricladida paludicola. Die Fauna Südwestaustraliens. Ergebnisse der Hamburger Südwestaustralischen Forschungsreise 1905. Herausgegeben von Prof. Dr. W. Michaelsen und Dr. R. Hartmeyer. Bd. II. Lieferung 22. Jena 1909.

— , Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien. I. Tricladen. Zeitschr. für w. Zoologie, Bd. XCIV. Leipzig 1909.

— , Beiträge zur Kenntnis der australischen Turbellarien. II. Rhabdocoeliden. Zeitschr. f. w. Zoologie. Bd. XCVI. Leipzig 1910.

J. Wilhelmi, Zur Regeneration und Polypharyngie der Tricladen. Zool. Anz. 34. Bd.

— , Tricladen. in: Fauna u. Flora des Golf. Neapel. 32. Monographie.

— , Zur Biologie der Seetricladen. Verh. D. Z. Ges. 19. Vers.

— , Nachtrag zur Mitteilung über die Polypharyngie der Tricladen. Zool. Anz. 35. Bd.

Lebenslauf.

Ich, Willy Toedtmann, evangelischer Konfession, Sohn des Kaufmanns Ch. Th. W. Toedtmann und seiner Frau Wilhelmine, geb. Bremer, bin am 5. Januar 1884 zu Hamburg geboren.

Ich besuchte zu Hamburg die Rumbaumsche Schule, die Realschule von Dr. Wichard Lange und die Oberrealschule vor dem Holstentore. Von Herbst 1905 bis Herbst 1906 genügte ich meiner Militärpflicht im Inf.-Reg. Hamburg (2. Hanseatisches) No. 76. Darauf besuchte ich die Oberrealschule zu Schwäb. Hall und erhielt im Juli 1907 das Zeugnis der Reife.

Im Herbst des gleichen Jahres bezog ich die Universität München und widmete mich allgemein dem Studium der Naturwissenschaften und hauptsächlich dem Studium der Zoologie.

Ich besuchte die Kollegien und Practica der Herren Professoren und Doktoren: von Bayer, Doflein, Goebel, Goldschmidt, von Groth, R. von Hertwig, Lindemann, Pauly, Piloty, von Roentgen, Rothpletz, Voss und hörte an der Technischen Hochschule Herrn Prof. Dr. Muthmann.

Allen meinen verehrten Lehrern bin ich zu großem Dank verpflichtet.

Die Dissertation wurde einer hohen philosophischen Fakultät II. Sektion am 21. Juni 1912 vorgelegt. Die mündliche Prüfung fand am 22. Juli 1912 statt.